Caldasia 21 (1): 38-49

ELEMENTOS ARBOREOS DE LOS BOSQUES DE UN PLANO INUNDABLE EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL TINIGUA, COLOMBIA

Pablo R. Stevenson

Doctoral Program in Anthropological Sciences, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York 11794-4364, USA. psteven@life.bio.sunysb.edu

María Clara Castellanos

Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York 11794-5245, USA. mcastel@life.bio.sunysb.edu

Alicia del Pilar Medina

Universidad de Los Andes, Departamento de Ciencias Biológicas, Cra. 1 # 18A-70, Bogotá, Colombia.

Resumen

Se realizó un análisis de la composición arbórea de un plano de inundación del Río Duda, Departamento del Meta, Colombia, con base en un muestreo de 0.9 ha en donde se censaron los individuos de 10 o más cm de DAP. Se encontraron dos comunidades principales, una dominada por *Guarea guidonia-Cecropia membranacea* y otra por *Laetia corymbulosa*. Estas comunidades están fuertemente relacionadas con la duración en el tiempo de inundación de diferentes zonas del plano inundable. Los análisis florísticos revelan marcadas afinidades con los bosques del Río Manú al sur del Perú. Estos resultados apoyan las ideas de Gentry, quien argumentó que las mayores afinidades florísticas se dan por similitudes ecológicas (v. gr. fertilidad de suelos y regímenes de lluvias), más que por otros factores (refugios pleistocénicos o barreras geográficas).

Palabras Clave: Bosque inundable, Colombia, Composición florística, Parque Nacional Tinigua, Río Duda, Ríos de agua blanca, Várzea.

Abstract

We analyzed the floristic composition of a 0.9 ha sample of the Río Duda floodplain forest, Colombia. Plants ≥ 10 cm diameter were included in the analysis. Two main communities were found in the area, one dominated by *Guarea guidonia-Cecropia membranacea* and the other one by *Laetia corymbulosa*. The establishment of these communities is correlated to the intensity of flooding in the different zones of the floodplain. Floristic comparisons show strong affinities with the forests at Río Manú in southern Perú. The results support Gentry's hypothesis, that floristic affinities are determined by ecological similarities (such as soil fertility or rainfall) and not by other factors as geographical barriers or Pleistocene refugia.

Key words: Colombia, Duda River, Floodplain forest, Floristic composition, Tinigua National Park, Varzea, White water rivers.

Introducción

Los bosques de los planos de inundación de ríos Amazónicos se han clasificado a partir de tres factores principales: 1. tiempos de inundación (periódica vs. permanente), 2. tipo de movimiento que causa la inundación (crecientes anuales de ríos, mareas y lluvias) y 3. tipo de agua de los ríos que inundan (aguas blancas vs. aguas negras y claras) (Prance 1979). Los ríos de aguas blancas se caracterizan por la abundancia de sólidos en suspensión procedentes principalmente de sedimentos traídos de la cordillera de Los Andes (Sioli 1965).

La composición florística de algunos bosques de áreas de inundación periódica de ríos de aguas blancas (várzeas) se ha tenido en cuenta en varios estudios realizados mayormente en Brasil, Perú y Ecuador (Junk 1984, 1989, Salo et al. 1986, Balsev et al. 1987, Kalliola et al. 1987; Worbes et al. 1992; Campbell et al. 1992, Martin et al. 1992). En Colombia los primeros trabajos que describieron la flora de bosques inundables fueron realizados a gran escala (PRORADAM 1979, FAO 1988). Los trabajos más detallados que se conocen corresponden en su mayoría a la zona del Medio Caquetá (Alvarez 1993, Duivenvoorden & Lips 1993, Urrego 1994) y del trapecio Amazónico (Prieto et al. 1995).

En el Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena se han realizado algunos trabajos de caracterización estructural y florística de la vegetación (Hirabuki 1990; Hirabuki et al. 1991, Hirabuki & Barbosa 1992, ORAM 1994). Estos trabajos se han enfocado hacia las partes no inundables del bosque o a la vegetación que coloniza las playas, y nunca se había estudiado la composición florística del plano de inundación. El propósito de este trabajo es hacer una descripción de su composición florística de plantas del dosel (DAP ≥ 10 cm) y hacer además algunas comparaciones cualitativas con bosques no inundables de la misma zona y con bosques inundables de otras localidades Amazónicas. Estas comparaciones nos permiten discutir sobre patrones de diversidad que son esenciales para tomar decisiones de conservación.

Materiales y Métodos

El área de estudio está localizada en un bosque tropical húmedo al margen Este del Parque Nacional Natural Tinigua, departamento del Meta, Colombia, a 2° 40' Norte y 74° 10' Oeste y a cerca de 350 metros de altitud. La temperatura media anual es de 25°C. Se presenta en la zona una estacionalidad bastante marcada en el patrón de lluvias. Hay un período seco que abarca por lo general los meses de diciembre a marzo, en contraste con el resto del año, en el que hay una precipitación mensual que supera los 100 milímetros. La precipitación promedio anual es cercana a 2500 mm. (Kimura et al. 1995). Otras informaciones sobre el área de estudio se pueden encontrar en Stevenson et al. (1994).

Se realizaron levantamientos de vegetación en una planicie de inundación del Río Duda. Este es un río de aguas blancas nacido en la Cordillera Oriental a 100-150 km del área de estudio. En este tramo el río es meándrico y ligeramente anguloso. El plano de inundación estudiado tiene un área aproximada de 47 hectáreas (Figura 1). Está limitado al norte por el río, en donde presenta un dique alto de inundación muy esporádica (supraanual), por el suroriente limita también con el río, pero en su franja limítrofe presenta vegetación sucesional muy joven sobre playas con arenas de origen aluvial reciente. El límite suroccidental es el escarpe hacia la zona alta fuertemente disectada de origen terciario. La parte central del "plano" presenta zonas cóncavas más bajas que son inundadas cada año durante unos pocos meses, por el agua de escorrentía de las colinas y por el agua del río. Sin embargo, dentro de la zona central también se presentan algunos diques más altos.

Se establecieron nueve parcelas de 0.1 ha (10 x 100 m), de las cuales cuatro estaban en las zonas centrales, más bajas, del plano de inundación, otras cuatro sobre los diques altos de las áreas cercanas a los límites norte y oriental y la otra en un bosque en los primeros estadíos de sucesión sobre una playa colonizada por vegetación hace seis años. Se marcaron los árboles con DAP ≥ 10 cm y se les midió la circunferencia a 1.3 m del suelo. Se iden-

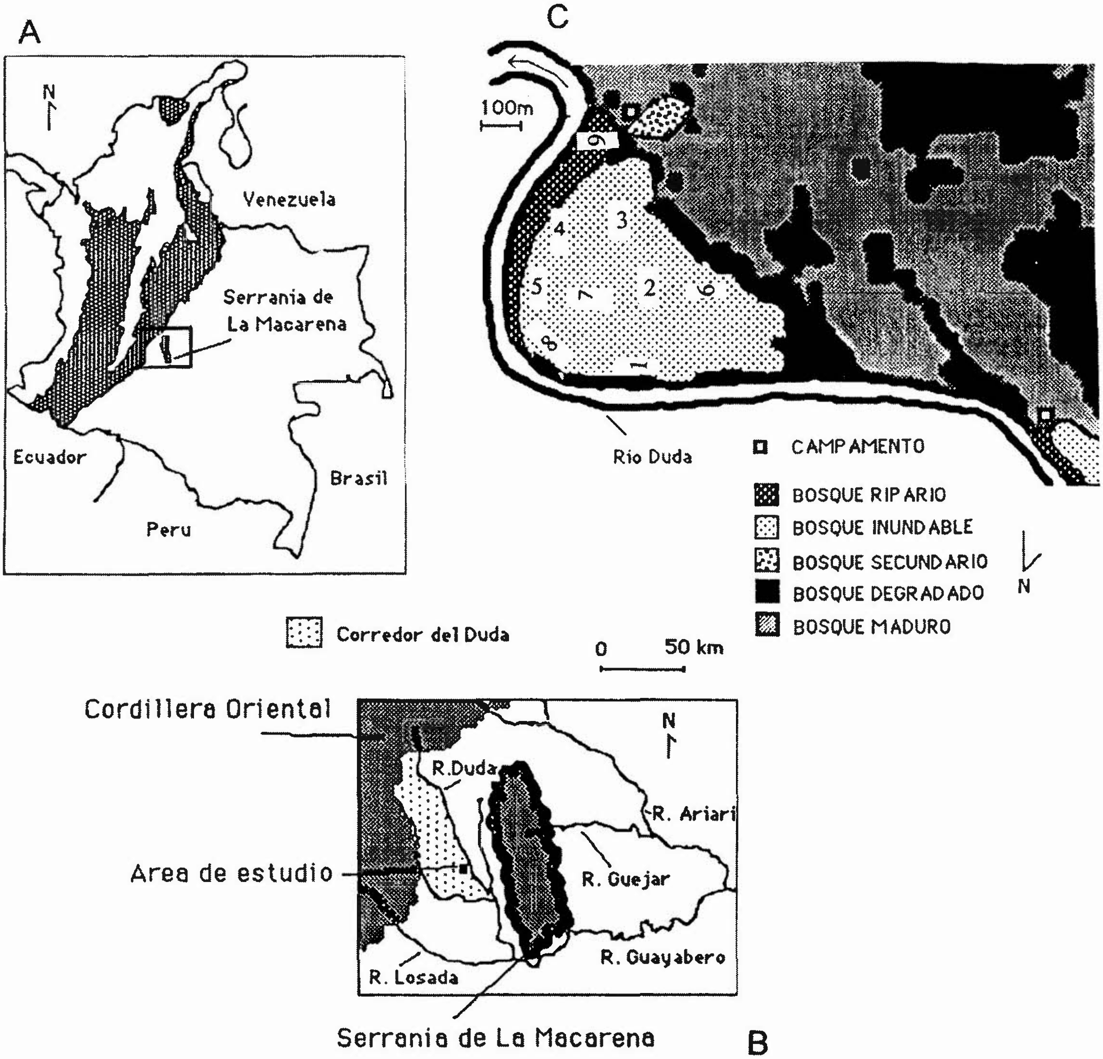
A
N
Venezuela
Serrania de
La Macarena
Ecuador
Brasil
Peru
C
100m
9
4
3
5
7
2
6
8
1
Río Duda
CAMPAMENTO
BOSQUE RIPARIO
BOSQUE INUNDABLE
BOSQUE SECUNDARIO
BOSQUE DEGRADADO
BOSQUE MADURO
N
Corredor del Duda
0 50 km
Cordillera Oriental
R.Duda
N
R. Ariari
Area de estudio
R. Guejar
R. Guayabero
R. Losada
Serrania de La Macarena
B

Figura 1. Localización del area de estudio. A. Ubicación de La Macarena dentro del mapa de Colombia. B. Localización del área de estudio sobre el Río Duda y C. Mapa de los diferentes tipos de bosque en el área de estudio y ubicación de las parcelas dentro del plano de inundación del Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena, PNN Tinigua-Colombia (a partir de Stevenson et al. 1994).

tificaron las especies con la ayuda de la guía de frutos de la zona (Stevenson et al., datos inéditos) y se recolectaron algunos ejemplares por primera vez registrados para el área. Una copia de las celecciones botánicas de referencia se entregó a la Unidad de Parques del Ministerio del Medio Ambiente, y las principales plantas mencionadas (Tabla 1) tienen duplicados en los siguientes herbarios: COL, NY, MO y COAH. También se hicieron observaciones de las especies dominantes en el sotobosque.

Se calcularon índices de importancia para todas las especies, dados por la suma de las densidades, frecuencias y dominancias relativas segun el área basal (Matteucci & Colma 1982). Para comparar la afinidad florística de diferentes parcelas, los datos fueron tratados con un análisis de agrupamiento por medio de distancias euclidianas, y también se usó el análisis divisivo Twin-span (Jongman et al. 1995). Ambos análisis se basaron en el número de individuos de cada especie en cada una de las parcelas. Se usaron además análisis de chi cuadrado para tablas de contingencia de dos por dos, para revisar la relación entre las comunidades vegetales y el grado de inundación.

Resultados

DENSIDADES, HÁBITOS Y DISTRIBUCIÓN DE DIÁMETROS. En total se marcaron 420 individuos con DAP ≥ 10 cm, pertenecientes a 69 especies y 32 familias. Esto representa una densidad promedio de 47 individuos por 0.1 ha (DS=17). Los hábitos más comunes registrados en este rango de diámetro fueron árboles (92%), palmas (5%) y bejucos (3%). La distribución de los diámetros muestra la forma típica de J invertida (Figura 2). Cabe resaltar que los tres árboles con DAP mayor a un metro correspondieron a tres diferentes especies del género *Ficus*.

ESPECIES Y FAMILIAS MÁS IMPORTANTES. De acuerdo con los índices de importancia (Tabla 1), las especies dominantes en el plano de inundación fueron *Guarea guidonia* y *Cecropia membranacea*. Otras especies importantes son *Laetia corymbulosa, Ficus maxima, Inga bonplandiana, Pouteria procera* y *Luehea* cf. *tessmannii*. Se encontraron cuatro especies de palmas de las cuales *Socratea exorrhiza* fue la más abundante. Dentro de las especies de bejucos, la más abundante fue *Combretum laxum*. La familia Cecropiaceae fue la más abundante en términos de individuos con 87 miembros de una sola especie (*Cecropia membranacea*), aunque 73 de estos provienen de una sola parcela en la fase temprana de la sucesión. En contraste, las familias con mayor riqueza de especies fueron Fabaceae sensu lato, Moraceae, Euphorbiaceae y Palmae (Tabla 2).

ANÁLISIS DE ORDENAMIENTO. Los análisis de agrupamiento (Fig. 3) muestran la parcela 9 como la más contrastante con las demás. Esta es la parcela de estados tempranos de sucesión, con una dominancia casi absoluta de *Cecropia membranacea*, acompañada tan solo por dos árboles de *Muntingia calabura*. Por otra parte, se observa que las parcelas más afines entre sí son la 3, 6 y 7, que son tres de las cuatro parcelas de las zonas centrales más bajas y con mayor período de inundación. La restante parcela de inundación (2) presenta según este análisis, pocas afinidades con las otras parcelas. Las parcelas menos inundables (1, 4, 5 y 8) se muestran relativamente agrupadas, pero con menos afinidad entre sí que las de zonas más inundables, posiblemente porque las condiciones menos drásticas permiten el desarrollo de mayor número de especies.

Los análisis divisivos indican la presencia de dos comunidades principales (Tabla 3). La primera agrupa las parcelas 1, 3, 2, 6 y 7; donde se destaca la alta densidad de *Laetia corymbulosa* en casi todas. Otras especies importantes en esta comunidad son *Inga bonplandiana, Pouteria procera* y *Pseudobombax munguba. Luehea* cf. *tessmannii* también puede ser muy abundante en estas parcelas, pero al parecer muestra una distribución más agrupada. En la segunda comunidad (parcelas 4, 5, 8 y 9), se resalta la densidad de *Guarea guidonia* y *Cecropia membranacea*. Otras especies usuales en esta comunidad son *Alchornea glandulosa, Inga marginata, Piptadenia flava, Piper arboreum, Sapium laurifolium y Socratea exorrhiza*.

Según este análisis, todas las parcelas con alto grado de inundación estaban dentro de la comunidad de *Laetia corymbulosa*, mientras que todas las parcelas sobre diques más altos estaban en la comunidad de *C. membranacea-G.guidonia*, con excepción de la parcela 1. De hecho, se encontró una fuerte asociación entre estas dos comunidades y el grado de inundación (X^2 =4.8, p=0.03).

Es posible que algunas de las discrepancias entre grado de inundación y asociaciones vegetales se deba a que parcelas de 100 m de largo no son siempre homogéneas, es decir que parcelas de zonas bajas podían atravesar pequeños diques de suelos menos inundables y viceversa.

Tabla 1. Especies más importantes de la planicie de inundación del Río Duda, según los índices de importancia (IND.IMP), dados por la suma de la frecuencia (FRQ.R), densidad (DEN.R) y dominancia relativas (DOM.R) basadas en las áreas basales. La segunda columna muestra los números de colección de Pablo Stevenson con los que se realizaron las determinaciones botánicas. Estas colecciones están en COL, MO, NY y COAH.

ESPECIE	# colección	FRQ.R.	DEN.R.	DOM.R.	IND.IMP.
Guarea guidonia	106, 185	44.4	12.1	21.6	78.1
Cecropia membranacea	294	44.4	20.7	12.1	77.2
Laetia corymbulosa	172	44.4	10.9	3.7	59.1
Ficus maxima	307	44.4	1.9	5.7	52.1
Inga bonplandiana	248	44.4	1.4	5.6	51.5
Pouteria procera	305	44.4	3.3	2.0	49.8
Luehea cf. *tessmannii*	1782	33.3	5.7	5.3	44.4
Socratea exorrhiza	86	33.3	3.3	0.6	37.3
Pseudobombax munguba	921	33.3	1.9	1.3	36.6
Piptadenia flava	456	33.3	1.0	2.1	36.4
Ruprechtia sp.	1881	33.3	1.7	1.1	36.1
Combretum laxum	346	33.3	2.1	0.5	36.0
Psychotria viridis	434	33.3	2.1	0.3	35.8
Inga marginata	887	33.3	1.9	0.4	35.7
Trichilia pleeana	958	33.3	1.4	0.8	35.6
Triplaris americana	943	33.3	1.2	0.3	34.9
Quararibea aff. *funebris*	997	33.3	1.2	0.2	34.8
Eugenia cf. *florida*	34	33.3	0.7	0.6	34.6
Gustavia hexapetala	23, 64	33.3	0.7	0.2	34.3
Casearia aculeata	289	33.3	0.7	0.1	34.1
Ficus insipida	399	22.2	0.5	7.3	30.0
Sapium laurifolium		22.2	1.7	2.1	26.0
Alchornea glandulosa	462	22.2	2.6	0.9	25.7
Piper arboreum	1080	22.2	1.4	0.2	23.9
Theobroma cacao	1268	22.2	1.2	0.4	23.8
Trichanthera gigantea	922	22.2	0.7	0.6	23.5
Spondias venulosa	180	22.2	0.7	0.5	23.4
Bursera inversa	487	22.2	0.5	0.7	23.4

Observaciones del Sotobosque. Aunque no se cuantificó la abundancia de las plantas del sotobosque, fue evidente la presencia de *Heliconia marginata* en las zonas más propensas a inundación, formando conglomerados muy densos y casi exclusivos de esta especie. En contraste, las zonas más altas del plano de inundación presentan menor densidad y mayor variedad de especies, donde cabe destacar como las más abundantes: *H. episcopalis, Psychotria psychotriifolia, Costus spiralis, Sanchezia pennellii, Tradescantia zanonia, Calathea comosa, Ruellia tubiflora, Geophila macropoda* y *Renealmia cernua.*

Discusión

Comparaciones con Zonas Aledañas no Inundables. Muchas de las especies de los planos de inundación parecen ser exclusivas de estas zonas (v. gr. *Cecropia membranacea, Guarea guidonia, Laetia corymbulosa, Pseudobombax munguba, Piptadenia flava, Inga bonplandiana, Inga* cf. *marginata, Luehea* cf. *tessmannii, Sapium laurifolium, Inga vera, Calycophyllum spruceanum* y *Heliconia marginata*). Posiblemente son especies que logran soportar las difíciles condiciones de inundación durante parte del año. Aunque gran parte de las

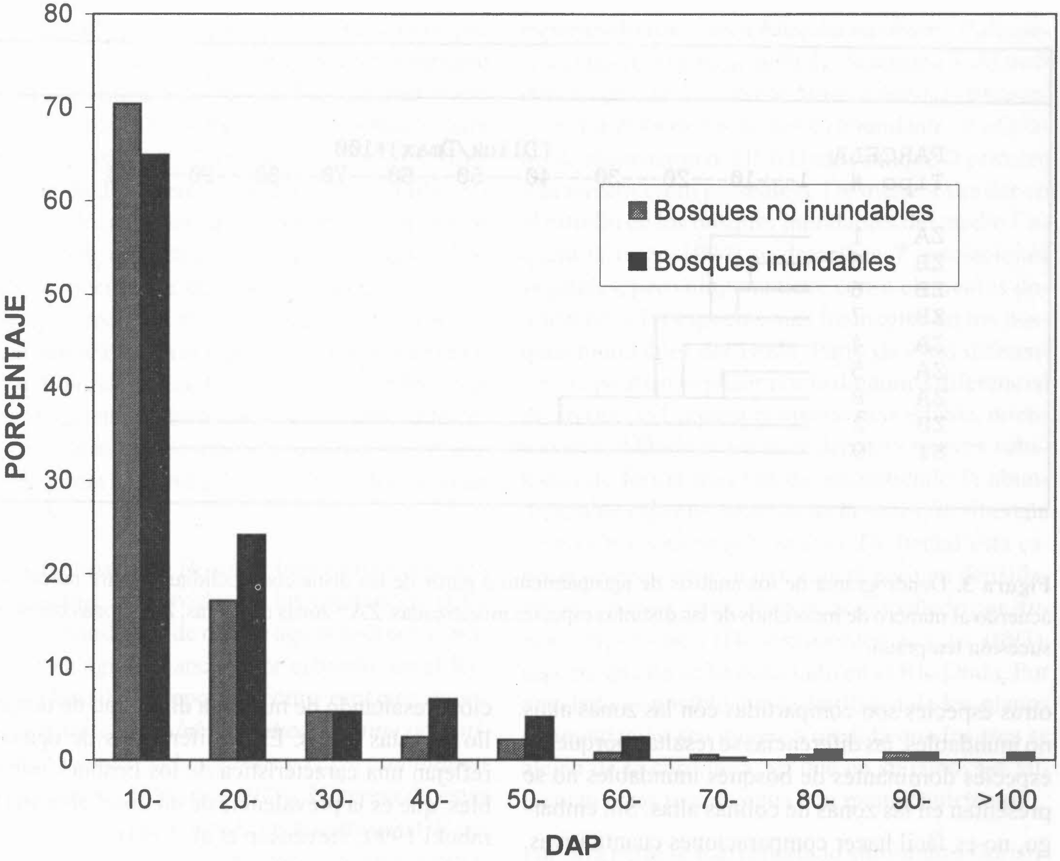

Figura 2. Distribución de las frecuencias de DAP's de los bosques inundables y altos en el Río Duda, de acuerdo al porcentaje de individuos en categorías de 10 cm. Este intervalo fue calculado como: Xmax-Xmin / m, donde Xmax es el dato máximo, X min es el dato mínimo y m = 1+3.3* log (numero total de individuos).

Tabla 2. Familias con mayor riqueza de especies (No. SPP) en los levantamientos del plano de inundación. También se anota el número total de individuos por familia (No. IND).

FAMILIA	No. IND.	No. SPP
Leguminosae	27	10
Moraceae	19	9
Euphorbiaceae	25	6
Rubiaceae	13	4
Palmae	21	4
Polygonaceae	13	3
Sterculiaceae	9	3
Meliaceae	59	3
Sapotaceae	16	3

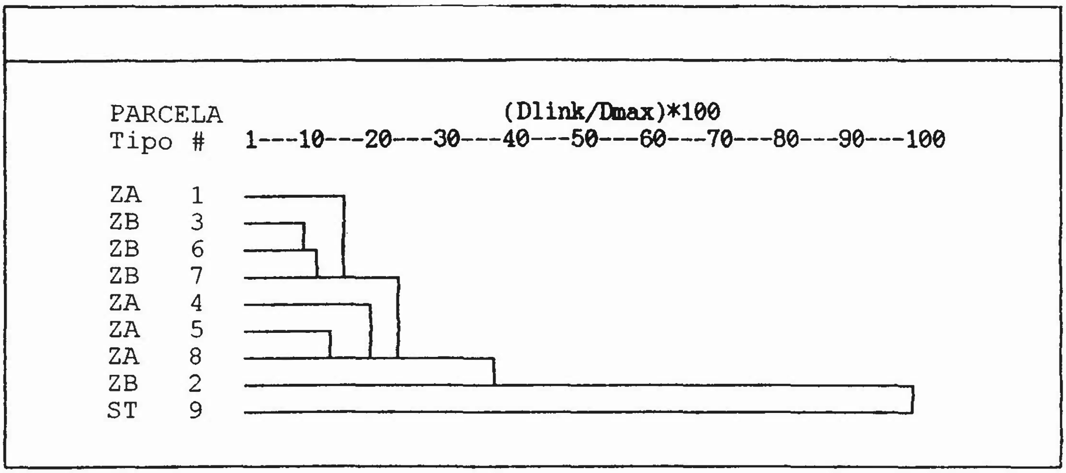

Figura 3. Dendrograma de los análisis de agrupamiento a partir de las distancias euclidianas entre parcelas, de acuerdo al número de individuos de las distintas especies muestreadas. ZA= zonas más altas, ZB= zonas bajas, ST= sucesión temprana.

otras especies son compartidas con las zonas altas no inundables, las diferencias se resaltan porque las especies dominantes de bosques inundables no se presentan en las zonas de colinas altas. Sin embargo, no es fácil hacer comparaciones cuantitativas, porque los levantamientos que se han realizado en estas zonas altas, utilizaron diferentes metodologías. De cualquier forma, son evidentes algunas diferencias entre estas zonas. Por ejemplo, la diversidad es menor en los planos de inundación. En los levantamientos de vegetación realizados por ORAM (1994) en esta misma zona de estudios en áreas no inundables y con un área total de 0.53 ha se encontraron 110 especies de diámetro ≥ 10 cm. Estos datos contrastan con las 69 especies que se registraron en este estudio en un área considerablemente mayor (0.9 ha). La densidad de individuos también muestra estas mismas tendencias. Se presentan en promedio en los bosques no inundables 6.9 individuos (DAP ≥ 10) por 0.01 ha en contraste con 4.7 para bosques del plano inundable, lo cual representa diferencias significativas ($t = 4.5$, $p < 0.001$). De hecho las menores densidades se encontraron en parcelas con alto grado de inundación, resaltando de nuevo la dificultad de desarrollo en estas zonas. Estas diferencias de densidad reflejan una característica de los bosques inundables, que es la prevalencia de un dosel abierto (Hirabuki 1990, Stevenson et al. 1994).

De manera inversa, la distribución de diámetros en ambos bosques (Fig. 2) indica que hay mayores frecuencias de árboles más gruesos en los planos de inundación que en las zonas altas. Se encontró un promedio de DAP de 20 cm (para plantas de más de 10 cm) para las zonas no inundables y de 24 cm para las inundables, lo que representa diferencias significativas (prueba Mann-Whitney U: $p = 0.0001$). Terborgh (1983) ha resaltado las altas tasas de crecimiento de los árboles y la alta productividad en los planos de inundación. Posiblemente las diferencias de DAP puedan deberse a estos dos factores. De hecho, en la zona de estudio se ha evidenciado la mayor productividad de los bosques inundables, de acuerdo a la producción de hojarasca (Stevenson et al. 1998).

Se han descrito diferencias en la densidad de individuos entre zonas no inundables en contraste con áreas inundables; por ejemplo, Balslev et al.

(1987) reportan densidades de 728 individuos por hectárea en bosques no inundables, en contraste con 417 en planos de inundación del Río Napo (Ecuador), datos similares a los encontrados para el Río Duda (690 vs. 470 respectivamente). La distribución de diámetros es también muy similar entre ambas localidades, donde se destaca la mayor frecuencia de diámetros pequeños en bosques altos y mayor frecuencia de diámetros grandes en los bosques inundables (Fig. 2). Además, también reportan mayor riqueza de especies en bosques no inundables. Los estudios de Duivenvoorden (1996) en el medio Caquetá también documentan estas diferencias y discuten sobre el mayor grado de estrés al que se encuentran sometidas las plantas en los bosques inundables.

COMPARACIONES CON BOSQUES INUNDABLES DE OTRAS LOCALIDADES. Son evidentes las diferencias entre bosques inundables de ríos de aguas negras y claras con los de aguas blancas. Por ejemplo, en el Río Negro (Brasil) se reportan como especies dominantes a *Myrciaria dubia, Pithecellobium adiantifolium, Eugenia cachoeirensis* y *E. chrysobalanoides* (Kou Keet & Prance 1979). Ninguna de estas especies ha sido encontrada en nuestra zona de estudio. Incluso zonas mucho más cercanas geográficamente en el Caquetá (Colombia), en ríos amazónicos (de aguas negras y claras), no presentan ninguna de las especies dominantes en el Tinigua (Duivenvoorden 1995, ORAM inéd.). Estas diferencias se pueden explicar por diferencias ecológicas, principalmente porque los planos de inundación de ríos de aguas negras y claras tienen menor fertilidad que los de aguas blancas (Junk 1982, 1984).

Al comparar ríos de aguas blancas se evidencian afinidades florísticas, pero no en todos los casos. Por ejemplo, en bosques inundados por el Río Amazonas en cercanías de Manaos (Martin et al. 1992), de las cuatro especies dominantes sólo una (*Pseudobombax munguba*) está presente en nuestro lugar de estudio en bajas densidades. Los estudios florísticos de la isla Mocagua en el trapecio amazónico (Prieto et al. 1995) encontraron como especies dominantes a *Rheedia madruno, Palicourea crocea, Trichilia pallida, Sommera sabiceoides, Cecropia latiloba* y *Montrichardia arborescens*, ninguna de las cuales es abundante en el plano de inundación del Río Duda (aunque la primera y la tercera estan presentes). De manera similar en el estudio de los bosques inundables del medio Caquetá (Urrego 1994) se describen 7 asociaciones vegetales, pero ninguna tiene como elementos dominantes a las especies más frecuentes en los bosques inundables del Duda. Parte de estas diferencias se podrían explicar por la dinámica diferencial de los ríos: el Caquetá es mucho más estable, mientras que el Duda erosiona y deposita nuevos substratos de forma más rápida, permitiendo la abundancia de especies propias de la sucesión ribereña como *Cecropia membranacea*. De hecho esta especie se encuentra en el Caquetá pero en densidades más bajas y generalmente acompañado por *Annona hypoglauca* (Duivenvoorden & Lips 1993), especie que no se ha colectado en el Río Duda. Por otro lado es posible que la fertilidad de los planos de inundación sea menor a medida que los ríos se alejen de la cordillera, ya que en su curso los alimentan otros ríos de agua con menos nutrientes.

Por otra parte se han reportado similitudes florísticas entre ríos de aguas blancas, para zonas cercanas a la cordillera. Por ejemplo, Puhakka et al. (1993) señalan la similitud en las especies en los estadíos tempranos de sucesión ribereña en aluviones, donde se incluyen entre las 10 especies más abundantes a *Cecropia membranacea, Margaritaria nobilis* y *Tessaria integrifolia*, especies también comunes con la zona del Duda. Otras especies mencionadas por su dominancia y frecuencia que también son compartidas con nuestra zona de estudio incluyen: *Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Adenaria floribunda* y *Cedrela odorata*, y también están presentes *Guarea guidonia, Pseudobombax munguba, Theobroma cacao, Piper arboreum, Coccoloba densifrons, Ficus maxima, Inga* cf. *marginata, Trichilia pleeana, Casearia aculeata, Alchornea glandulosa, Acalipha diversifolia, Muntingia calabura* y *Crataeva tapia*. También a nivel de familias se hacen evidentes las afinidades

Tabla 3. Resumen del análisis divisivo de Twin-span en el que se observan dos principales comunidades vegetales (parcelas 1, 3, 2, 6 y 7 vs. 4, 5, 8 y 9), de acuerdo a los pseudo-valores de densidad de distintas especies. Se anotan únicamente las especies más importantes y en las últimas filas la zonificación correspondiente a cada parcela.

PARCELAS	**1 3 2 6 7 4 5 8 9**
Luehea cf. *tessmannii*	- - 5 1 - - 1 - - 00000
Inga bonplandiana	1 - 1 2 2 - - - - 00001
Laetia corymbulosa	- 3 5 4 3 - - - - 00001
Pseudobombax munguba	- 1 3 1 - - - - - 00001
Ruprechtia sp.	- 2 2 - 1 - - - - 0001
Pouteria procera	2 1 2 - 3 - - - - 0001
Trichilia pleeana	2 2 - 2 - - - - - 00100
Triplaris americana	1 2 - - 2 - - - - 00100
Combretum laxum	3 1 1 - - - - - - 00101
Picramnia latifolia	2 1 - - - - - - - 00101
Quararibea aff. *asterolepis*	2 2 - - 1 - - - - 00101
Theobroma cacao	2 - - - - - 1 - - 0011
Sapium marmieri	2 - - - - - 1 - 0011
Trichanthera gigantea	- - - - 1 2 2 - 1 - 01
Ficus maxima	- - - - - - 3 - 3 - 111
Alchornea glandulosa	- - 2 - - - 3 3 5 111
Cecropia membranacea	- - - - 2 3 5 4 - 111
Guarea guidonia	- - - - - 2 1 2 - 111
Inga marginata	- - - - - 3 1 - - 111
Piper arboreum	- - - - - 1 2 1 - 111
Piptadenia flava	- - - - - 1 3 2 - 111
Psychotria cf. *viridis*	- - - - - 3 - 2 - 111
Sapium laurifolium	- - - - - 3 2 2 - 111
Socratea exorrhiza	0 0 0 0 0 1 1 1 1
PARCELAS	1 3 2 6 7 4 5 8 9
ZONAS BAJAS	* * * *
ZONAS MAS ALTAS	* * * *
SUCESION TEMPRANA	*

ya que 3 de las 4 familias con mayor número de especies son compartidas con el Duda: Leguminosae, Rubiaceae y Euphorbiaceae.

Sin embargo, no todas las zonas inundadas por ríos de aguas blancas y cercanos a la cordillera son similares. Por ejemplo, en el Río Napo (Ecuador), se han encontrado bosques dominados por *Astrocaryum murumuru* y *Ceiba samauma* (Balslev et al. 1987), especies que no han sido reportadas para el Duda. Aunque estos bosques son más cercanos a nuestro lugar de estudio que los bosques peruanos, es posible que las diferencias se puedan explicar de la manera expuesta por Gentry (1982, 1988, 1990), quien argumentó que las afinidades florísticas se pueden deber mayormente a factores ecológicos, donde se resalta la fertilidad de los suelos y el régimen de lluvias. De hecho, el lugar del Río Napo no presenta una estacionalidad tan marcada en el régimen de lluvias, como ocurre en el Río Duda.

Un resultado sorprendente que apoya las teorías de que la distribución de las especies obedece más a factores ecológicos que a otros factores (como refugios pleistocénicos o barreras geográficas), es que las mayores afinidades florísticas del Duda se dan con zonas muy alejadas, al sur del Perú, donde el régimen de lluvias vuelve a ser estacional. Por ejemplo, los estudios de los planos de inundación del Río Manú resaltan, entre las fases tempranas de sucesión, comunidades dominadas por *Cecropia membranacea* y *Guarea guidonia* (Foster 1990), de idéntica forma a la reportada por este trabajo. Fases más avanzadas en la sucesión en Manú, están dominadas por *Ficus insipida* y *Cedrela odorata*, que también están presentes en el plano de inundación del Duda; para las zonas más antiguas Foster menciona otras seis especies predominantes de las cuales tres se comparten: *Clarisia racemosa, Brosimum lactescens* y *Ceiba pentandra.* Además a nivel de sotobosque también se presenta la dominancia de *Heliconia marginata* en las zonas de mayor inundación y la de *H. episcopalis* en zonas menos inundables. Otras afinidades con el bosque del Río Manú se resaltan por las descripciones enunciadas por Gentry & Terborgh (1990), donde mencionan como una de las principales características de Manú, la presencia de enormes árboles de *Ficus*, de manera similar a la de nuestro estudio en en los tres individuos más grandes (DAP ≥ 100 cm) pertenecen a este género.

Nuestros resultados indican que la vegetación de la zona del Parque Tinigua es bastante particular con respecto a otros bosques en Colombia, lo que parece estar explicado en gran parte por su cercanía a la Cordillera Oriental (que influye en la fertilidad de los suelos) y su marcada estacionalidad, con 3 a 4 meses secos. Por lo tanto, esta zona debe tenerse en cuenta en los propósitos de conservación de la biodiversidad en Colombia, dado que dentro del sistema de parques naturales el área de La Macarena es la única con estas caracerísticas ecológicas.

Agradecimientos

Queremos agradecer a los estudiantes del curso de campo de enero de 1996, por ayudarnos en la toma de datos. Agradecemos también a P. Botero y B. Jiménez y su proyecto ORAM por el intercambio de información relacionada con Ecología del Paisaje del área de estudio. También al Departamento de Biología de la Universidad de Los Andes, al Convenio Japón-Colombia para el Estudio Cooperativo de Primates, al personal del CIEM y al profesor C. Mejía.

Literatura Citada

ÁLVAREZ, E. 1993. Composición florística, diversidad, estructura y biomasa de un bosque inundable, en la Amazonía colombiana. Tesis Magister en Biología. Universidad de Antioquia.

BALSLEV, H., J. LUTEYN, B. ØLLGAARD & L. HOLM-NILSEN. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. Opera Botanica 92: 37-57.

CAMPBELL, D. G., J. L. STONE & A. ROSAS. 1992. A comparison of the phytosociology and dynamics of three floodplain (várzea) forest of known ages, Río Juruá, Western Brazilian Amazon. Botanical Journal of the Linnean Society 108: 213-231.

DUIVENVOORDEN, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Vegetatio,120: 91-113.

DUIVENVOORDEN, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Biotropica 28: 142-158.

DUIVENVOORDEN, J. F. & J. LIPS. 1993. *Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas.* Estudios en la Amazonia Colombiana III. Tropenbos, Colombia.

FAO. 1988. *Fao/Unesco soil map of the world, revised legend.* World soil resources Report 60 FAO, Roma.

FOSTER, R. B. 1990. The floristic composition of the Río Manú floodplain forest. Págs. 99-111 en: A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests.* Yale University Press, USA.

GENTRY, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garden 69: 557-593.

GENTRY, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on geographical and environmental gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 1-34.

GENTRY, A.H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. Págs. 141-157 en: A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, USA.

GENTRY, A.H. & J. TERBORGH. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. Págs. 543-564 en: A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, USA.

HIRABUKI, Y. 1990. Vegetation and landform structure in the study area of La Macarena: A physiognomic investigation. Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia 3: 35-48.

HIRABUKI, Y. & C. BARBOSA. 1992. Architecture of the hill-crest type forest in the upper Colombian Amazon. Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia 7: 43-53.

HIRABUKI, Y., A. TAKEHARA & M. HARA. 1991. Some characteristics of fluvial soils along a riparian succession in the upper Colombian Amazon. Field Studies of New World Monkeys La Macarena Colombia 5: 17-24.

JONGMAN, R. H., C. J. F. TER BRAAK, & O. F. R. VAN TONGEREN. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.

JUNK, W. J. 1982. Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. Revue d'-hydrobiologique tropicale 15: 285-301.

JUNK, W. J. 1984. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian white water rivers. Págs. 215-243 en: H. Sioli (ed.) *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

JUNK, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Amazonian floodplains. Págs. 47-64 en: L. B. Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.). *Tropical Forest: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.

KALLIOLA, R., J. SALO & Y. MAKINEN. 1987. Regeneración natural de selvas en la Amazonía peruana 1: Dinámica fluvial y sucesión ribereña. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" 18: 108.

KIMURA, K., A. NISHIMURA, K. IZAWA & C. MEJÍA. 1995. Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia. Field studies of new world monkeys La Macarena Colombia 9: 1-3.

KUO KEET, H. & G. T. PRANCE. 1979. Studies of the vegetation in a white-sand black-water igapó (Río Negro, Brazil). Acta Amazónica 9: 645-655.

MARTIN, W., H. KLINGE, J.D. REVILLA & C. MARTIUS. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distibution of várzea forests in Central Amazonia. Journal of Vegetation Science 3: 553-564.

MATTEUCCI, S. & A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. OEA, Americanos Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Monografía 22. Washington.

ORAM Proyecto Orinoquia-Amazonia. 1994. Informes internos-Vegetación. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Santafé de Bogotá.

PRANCE, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of amazonian forest types subject to inundation. Brittonia 31: 26-38.

PRIETO, A, O. RANGEL, A. RUDAS & P. PALACIOS 1995. Aspectos estructurales y tipos de vegetación de la Isla Mocagua, Río Amazonas. Caldasia 17: 463-479.

PRORADAM, 1979. *La Amazonía colombiana y sus recursos*. Proyecto radargramétrico del Amazonas. República de Colombia, Bogotá.

PUHAKKA, M., R. KALLIOLA, J. SALO & M. RAJASITA. 1993. La sucesión forestal que sigue a la migración de ríos en la selva baja peruana. Págs. 167-201 en: R. Kalliola, M. Puhakka & W. Danjoy (eds.). *Amazonia Peruana: vegeta-*

ción húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonia Universidad de Turku, Finlandia. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima, Perú.

SALO, J., R. KALLIOLA, I. HAKKINEN, Y. MAKINEN, P. NIE-MEL, M. PUHAKKA & P. D. COLEY. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon low-land forest. Nature 322: 254-258.

SIOLI, H. 1965. Bemerkung zur Typologie amazonischer Flüsse. Amazoniana 1: 74-83.

STEVENSON, P., M. J. QUIÑONES & J. A AHUMADA. 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. American Journal of Primatology 32: 123-140.

STEVENSON, P., M. J. QUIÑONES & J. A. AHUMADA. 1998. The relationship between temporal variation in fruit abundance and ecological overlap between four neotropical primates in Colombia. Biotropica 31.

TERBORGH, J. 1983. *Five new world primates.* Princeton University Press, Princeton.

URREGO, L. 1994. Los bosques inundables del Medio Caquetá. Tesis. Universiteit van Amsterdam.

WORBES, M., H. KLINGE, J. D. REVILLA & C. MARTIUS. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forest in Central Amazonia. Journal of Vegetation Science 3: 553-564.

Recibido el 17 de octubre de 1997.
Versión final aceptada el 11 de octubre de 1998.